植 物 分 类 学 报 37(3):244~252(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

矮牡丹小孢子发生和雄配子体发育及其与该种濒危的关系*

潘开玉 温洁 罗毅波 周世良
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

Formation of microspores and development of male gametes in *Paeonia jishanensis*, with an analysis of factors of endangerment of this entity

PAN Kai-Yu WEN Jie LUO Yi-Bo ZHOU Shi-Liang
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract Investigated in the present work were development of microspores and formation of male gametes in *Paeonia jishanensis* T. Hong et W. Z. Zhao. Its anthers are 4-sporangiate; structure of anther wall is of the Dicotyledonous type, with glandular tapetum; cytokinesis at meiosis of microspore mother cells is simultaneous; tetrads are mostly tetrahedral, less frequently isobilateral, and mature pollen grains are 2-celled. The overall observation on formation of microspores and development of male gametes made in this work is the first for woody peonies. In addition, we observed in the present work abnormal phenomena at meiosis of microspore mother cells and uninucleate microspores, and also made measurements of fertility of pollen grains. The results show that their fertility ranges from 45.0% to 84.2% and varies among flowers, among anthers in a flower and among microsporangia in an anther. The abnormal processes found in development of male gametes are not considered as an important factor responsible for the endangerment of the species.
Key words *Paeonia jishanensis*; Male gametes; Abnormality
摘要 研究了矮牡丹 *Paeonia jishanensis* T. Hong et W. Z. Zhao 的小孢子发生及雄配子体的形成。矮牡丹花药具4个小孢子囊，药壁结构属双子叶型，腺质绒毡层，小孢子母细胞减数分裂后胞质分裂为同时型，四分体多为四面体形，少左右对称形，成熟花粉为2-细胞。对芍药属木本类型的雄性发育进行了全面研究，还对小孢子母细胞减数分裂和单核小孢子发育时期的异常现象进行了观察，对能育花粉与不育花粉的百分比进行了测定，结果表明，能育花粉为45.03%~84.18%，它们在不同花中，不同花药中，甚至同一花药的不同花粉囊中表现都不完全一致。联系矮牡丹的致濒原因进行了讨论，认为雄配子体形成过程中的异常现象，并不是导致矮牡丹濒危的主要因素。
关键词 矮牡丹；雄配子体发育；异常现象

矮牡丹 *Paeonia jishanensis* 属芍药科 Paeoniaceae 芍药属 *Paeonia* L. 牡丹组 Sect. Moutan DC.，零散分布于山西永济、稷山、陕西铜川、延安、华山和河南济源等地(罗毅波等,1998)。中国植物红皮书将矮牡丹列为第二类珍稀濒危植物(傅立国主编,1992)。本文试图从有性生殖过程中的小孢子发生及雄配子体的发育过程中的生殖生物学特性及其

* 国家自然科学基金重大项目39391500。
1997-12-26收稿,1998-10-27收修改稿。

异常现象来探讨矮牡丹的致濒因素。

1 材料和方法

供试材料均采自山西永济县水峪口村和稷山县马家沟附近的山坡灌丛中，海拔约 1100～1700 m。3 月底至 4 月初，连续两年隔天采样 1 次，每次 1～2 朵花。开花前各发育时期的花蕾，固定在 FAA 中并保存。用番红-固绿或苯胺番红-苯胺固绿对染法、爱氏苏木精整染和铁矾苏木精衬固绿等染色方法，常规石蜡制片，厚度为 8～14 μm。Olympus 光学显微镜镜检。Litze Orthophan 显微镜下拍照。

对仅有的不同产地的 2 朵花减数分裂时期的花药进行计数，方法是：随机取 5 枚减数分裂时期的花药，每花药取 5～10 个横切面，对可识别减数分裂的细胞进行正常和异常分裂的统计，取其平均值，得出正常和异常的比值。

花粉计数是以随机取 5 朵花，每花取 2～5 枚花药制成石蜡制片，在横切面上，每花药随机取 5 个切面计数，取其平均值，得出成熟花粉与败育花粉的比值。同样用孔雀绿-酸性品红法(Alexander, 1980)，测定花粉的能育性。

2 观察结果

2.1 药壁结构

矮牡丹单花顶生，花大，白色，直径 7～11 cm，雄蕊多数，约 90～120 枚，花药长圆形，长 8～12 mm，平均为 11.3～11.7 mm，纵向开裂，具 4 个花粉囊(图版Ⅰ:1)。从幼小花药的横切面看，表皮细胞内包着一团分裂活跃的细胞，随后在 4 个花药的角隅处出现一团孢原组织，这种组织的细胞较大，胞质浓，核大而染色较深(图版Ⅰ:2)。每一个胞原细胞平周分裂，形成位于外面的初生壁细胞(初生周原细胞)和内面的初生造孢细胞。初生壁细胞平周分裂和垂周分裂，形成次生周原层细胞，外面的次生周原层细胞切向分裂，形成药室内壁和中层，内面的次生周原层细胞直接发育成绒毡层细胞(图版Ⅰ:3～5)，因此矮牡丹的药壁发育属双子叶型(Johri *et al*.,1992; Davis, 1966)。药壁结构由外向里为表皮细胞 1 层，药室内壁 1 层，中层 2～3 层，绒毡层 1 层，近药隔处为 2 层细胞(图版Ⅰ:6～7)。小孢子发生、雄配子体形成及药壁结构见表 1，示意图见图 1。

2.2 小孢子发生及雄配子体形成

初生造孢细胞分裂发育成次生造孢组织，随着细胞的增长，细胞核增大，细胞质浓稠，细胞壁变成多边形，行小孢子母细胞的功能(图版Ⅰ:3～5)。此时药壁发育完全，绒毡层细胞开始核分裂。随后小孢子母细胞变成圆球形，染色质分散几乎占据了整个细胞核腔，这时细胞已进入减数分裂前期(图版Ⅰ:6)。第一次减数分裂后，胞质不分裂，形成一双核细胞(图版Ⅰ:7)；在第二次减数分裂中，两个子核同时分裂后，四核细胞最初为共同的胼胝质包围，胞质分裂为同时型；靠近绒毡层的中层细胞开始减退，绒毡层细胞变为 2～3 核(图版Ⅰ:8)，随着细胞板的逐渐产生，小孢子四分体形成，排列成四面体形或左右对称形(图版Ⅰ:9～11)。此时绒毡层细胞已充分发育，在横切面上，仍以同心圆的形式包围着小孢子四分体，不嵌入小孢子四分体中。

表1 小孢子发生、雄配子体形成及药壁结构

Table 1 The development of microspores and formation of male gametes and the structure of anther wall

Development of microspores and formation of male gametes	Structure of anther wall			
	Epidermis (layers)	Endothecium (layers)	Middle layers (layers)	Tapetum (layers)
Primary sporogenous cells (tissue)	rectangular, tangentially elongated (1)	Primary parietal cell (1~2)		
Secondary sporogenous cells (tissus)	rectangular, tangentially elongated (1)	rectangular, tangentially elongated (1)	fusiform (2~3)	rectangular, tangentially elongated (1)
Microspore mother cells	rectangular, tangentially elongated (1)	rectangular, tangentially elongated (1)	long-fusiform (2~3)	rectangular, tangentially elongated (1~2)
Microspore mother cells I, II	nearly square, radially elongated (1)	nearly square radially elongated (1)	fusiform(1~2), inner 1~2 layers beginning to degenerate	rectangular, tangentially elongated (1~2), 1~3-nucleate
Microspore tetrad	rectangular, tangentially elongated (1)	nearly square radially elongated (1)	fusiform(1~2), inner one layer totally degenerated	rectangular, radially elongated, 1~3-nucleate
Uninucleate microspore 2-celled pollen grains	rectangular, tangentially elongated (1)	rectangular ,radially elongated, vertical wall band-like thickened	outer layer rectangular, radially elongated, vertical wall band-like thickened, inner 1~2 layers nearly totally degenerated	totally degenerated

刚从小孢子四分体中散发出来的单核小孢子，最初细胞壁薄，细胞质紧贴内壁周围，腔内为大液泡占据，核位于细胞中央。随着单核小孢子的发育，细胞壁逐渐增厚，细胞质浓稠，几乎占据了整个细胞腔，核较大而染色深，位于细胞的近中央(图版I:12)。随着细胞体积增大，胞质更浓，细胞核逐渐向边缘移动，形成单核靠边期(图版I:13)。单核在贴近细胞壁的边缘行有丝分裂，形成1个大的营养核和1个小的生殖核(图版I:14)，接着行细胞质分裂，两核之间产生细胞板，进而形成细胞壁，分隔成小而瓶状的生殖细胞，并游离于大的营养细胞的细胞质中，形成2-细胞花粉(图版I:15)。发育后期花粉粒中的生殖细胞的细胞壁逐渐消失，核大呈棒状伸长，并浸没在营养细胞之中(图版I:16)，这类花粉是矮牡丹的成熟花粉(能育花粉)，它们的直径为30.63~37.50 μm，平均为34.10 μm。从图版I:16中，还可以看出在同一花粉囊中，小孢子发育时期并不完全同步，但差异不大。

在正常情况下，小孢子母细胞减数分裂Ⅰ,Ⅱ时期，靠近绒毡层的中层细胞已开始减退，呈长梭形，绒毡层细胞充分发育，仍以同心圆的形式排列在药壁的最内层(图版I:8~9)，分泌各种物质，为小孢子发育提供营养，直至花粉成熟，绒毡层细胞完全自溶，为腺质绒毡层。2胞花粉期，绒毡层细胞几乎全部解体，余下的中层细胞和药室内壁一样在细胞的径向壁内侧呈带状加厚，与表皮层共同组成厚厚的花药壁，两小孢子囊之间的隔膜破裂而散发花粉(图版I:17)。

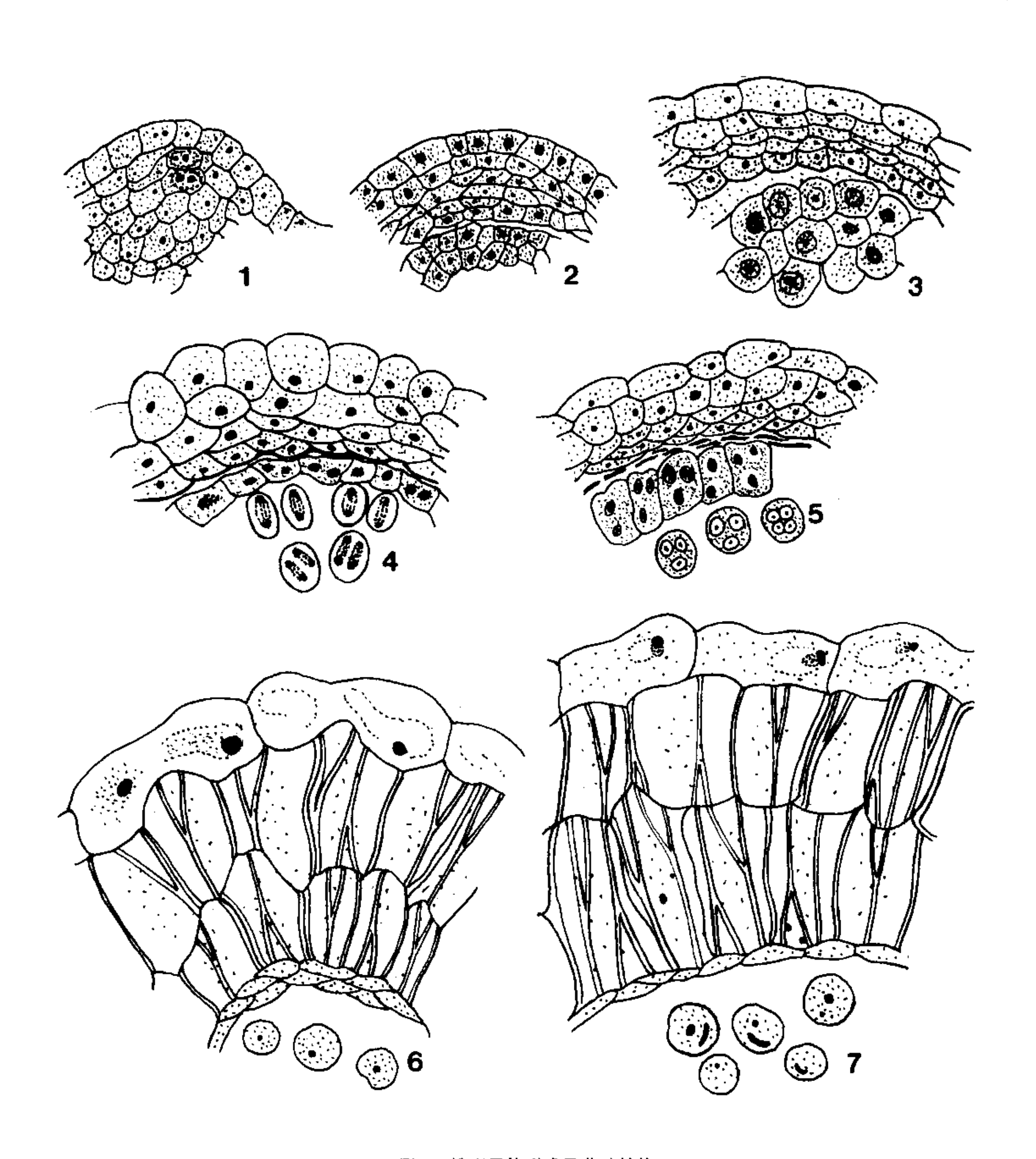


图 1　雄配子体形成及药壁结构

Fig. 1　The formation of male gametes and structure of anther wall

2.3　小孢子发生及雄配子体形成中的异常现象

在有性生殖中，结实率的高低，受多种因素的影响，雌雄配子体的正常发育及有效结合，与结实量有直接的关系。我们在研究矮牡丹的雄性发育中，通过对石蜡切片的观察发现如下异常现象。

2.3.1 后期桥

从图版Ⅰ:18,19 中可以看出，小孢子母细胞减数分裂Ⅰ,Ⅱ时期均有后期桥的出现，与张寿洲等(1997)的细胞学观察是一致的。

2.3.2 不等分裂

在减数分裂Ⅱ，一个子核分裂，另一个子核不分裂(图版Ⅰ:20)或行不均等分裂(图版Ⅰ:21)，有碍四分体的正常形成，从而产生不等四分体(图版Ⅰ:22,23)。

由于供试材料较少，加之减数分裂的时期更难于获得，我们仅根据1994年4月8日和1995年3月29日分别来自山西稷山和永济的材料，对其减数分裂Ⅰ,Ⅱ时期中的正常和异常发育作了粗略统计，共计数343个细胞，其中正常减数分裂有222个，正常率平均值为64.72%，异常减数分裂有121个，平均异常率为34.28%。

2.3.3 小孢子败育

在矮牡丹中，从四分体散发出来的小孢子的发育过程中，我们从石蜡切片中观察到如下异常现象(表2)：

表2 在石蜡制片中花粉能育性的观察

Table 2 Pollen fertility as measured in paraffin preparations *

Sample	Number of fertile pollen grains	Number of sterile pollen grains	Total	Percentage of fertile ones	Average fertility per flower (percentage)	Average sterility per flower (percentage)
20-1	408	370	779	52.37	54.04	45.96
20-2	346	302	648	53.39		
20-3	301	263	564	53.36		
12-1	416	352	768	45.83	48.25	51.75
12-2	346	337	683	50.66		
P52-1	139	143	282	49.29	45.03	54.97
P52-2	179	228	407	43.98		
P52-3	226	296	522	43.30		
P52-4	280	354	634	44.16		
P52-5	215	269	484	44.42		
P54-1	323	271	594	54.38	52.49	47.51
P54-2	226	198	424	53.30		
P54-3	504	437	941	53.56		
P54-4	277	256	533	51.97		
P54-5						
P55-1	404	336	740	54.59	55.61	44.39
P55-2	307	248	555	55.32		
P55-3						
P55-4						
P55-5						

* total number of pollen grains: 11355. average percentage of fertile pollen grains: 51.08%. average percentage of sterile pollen grains: 48.92%.

(A)在少数情况下，刚从四分体中散发出来的小孢子全部败育，其细胞呈多角形或各种畸形，绒毡层细胞大而径向伸长，核大而胞质很浓，并整齐排列在药壁最内层(图版Ⅱ:15)。

(B)刚从四分体中散发出来的极小花粉，圆形而空瘪，几乎不着色，体积甚小，直径为6.25～12.5 μm，平均值9.77 μm，如图版Ⅱ:6箭头所示。

(C)部分花粉，体积增长明显小于正常花粉，胞质稀薄，染色浅淡，呈三裂形，直径

为 18.60～26.25 μm，平均值为 22.56 μm，为异常花粉(图版Ⅱ:6～7)。

(D)部分与正常花粉体积几乎相当的花粉，它们细胞质稀薄，染色浅淡，生殖核模糊，不浓缩，后期不伸长，营养核呈多个核仁而不聚集，甚至产生多核或微核(图版Ⅱ:1～5)。有时在同一花药中，4 个小孢子囊的发育是不同步的(图版Ⅱ:14)。

以上 4 类异常现象，我们在统计中都视为不育花粉。为测定能育花粉与败育花粉的比值，我们取 5 朵花，每朵花分别取 2～5 枚花药制片，随机取每枚花药的 5 个横切面进行花粉可育性的粗略统计，共计数花粉 11,355 颗，花粉能育率 45.03%～55.61%(平均值为 51.08%)，花粉败育率为 44.39%～54.79%(平均值为 48.92%)(见表 2)。

为探讨雄配子体(能育花粉)数量对正常受精会不会带来不良的影响，我们又用 Alexander(1980)孔雀绿-酸性品红测定法，对 5 朵花，19 枚花药中的花粉，染色后分别对染成紫红色(能育花粉)和仅花粉壁呈淡蓝色或绿色(不育花粉)计数(图版Ⅱ:8～13)，一般情况下能育花粉较大，最大直径 28.13～40.63 μm，平均为 34.10 μm，败育花粉 15.63～28.13 μm，平均为 22.65 μm。结果共计数花粉 8543 颗，能育率 56.80%～84.18%，平均值为 72.26%，败育率 15.82%～43.20%，平均值为 27.74%(见表 3)。

表 3 用孔雀绿-酸性品红检测花粉能育性

Table 3 Pollen fertility as measured in Malachite green-Acid fuchsin preparations *

Sample	Number of fertile pollen grains	Number of sterile pollen grains	Total	Percentage of fertile ones	Average fertility per flower (percentage)	Average sterility per flower (percentage)
19-1	546	89	635	85.98	83.76	16.42
19-2	383	76	459	83.44		
19-3	303	53	356	85.11		
19-4	368	87	455	80.88		
19-5	303	60	363	83.47		
20-1	399	118	915	43.39	67.43	32.57
20-2	233	87	320	72.81		
20-3	555	207	762	72.83		
20-4	565	245	810	69.75		
20-5	652	180	832	78.37		
P53-1	69	13	82	31.71	69.12	30.88
P53-2	332	46	378	87.83		
P53-3	462	64	526	87.83		
P55-1	111	23	134	82.84	84.18	15.82
P55-2	298	46	344	86.62		
P55-3	176	34	210	83.10		
P57-1	159	67	226	70.35	56.80	43.20
P57-2	145	259	404	35.90		
P57-3	213	119	332	64.16		

* total number of pollen grains: 18543. average percentage of fertile pollen grains: 72.26%. average percentage of sterile pollen grains: 27.74%.

3 讨 论

矮牡丹的花药具 4 个小孢子囊，药壁结构从外向里为表皮、药室内壁、2～3 层中层和 1 层绒毡层细胞组成，腺质绒毡层，胞质分裂同时型，2 胞型花粉，这与芍药属其他种类的发育类型基本相似(Yakovlev,1983; Davis,1966)。但矮牡丹在单核小孢子和 2-细胞花

粉时期，靠近药室内壁的中层细胞，与药室内壁细胞一样，内侧径向壁成带状加厚，似乎形成2层内壁结构，实际上这是由中层径向伸长并带状加厚而产生的，这一点我们与Johri *et al*.(1992)对芍药科药室内壁(2～3层)结构的描述是不一致的。在成熟花药中，中层细胞仍然部分保留并与药室内壁一样呈纤维状加厚，这在种子植物中都较罕见，在百合的花药中有所报道(胡适宜，1982)，其意义有待于进一步研究。

本文以木本类型中的野生种-矮牡丹为研究对象，除研究其正常发育过程外，对小孢子母细胞减数分裂的异常现象和雄配子体的不育性进行了检测，从而判断与矮牡丹濒危的关系。在芍药属生殖特性的研究中，由于合子发育的特殊性，多数作者的研究兴趣都集中在雌性生殖中(母锡金，王伏雄，1985；Walters，1962；Cave *et al*.，1961；Murgai，1959；Yakovlev & Yoffe，1957)。对雄性生殖过程只有Walters (1962)报道了*P. californica* 的花粉有5%～90%以上的败育;李懋学(1982)以栽培芍药“大富贵”*P. lactiflora* 为材料，揭示了花粉发育的二型性，试验证明，生殖核不伸长，是花粉不能正常发育形成雄配子的主要原因，结果能育花粉占75.8%，败育花粉24.2%。我们的测定结果与李懋学(1982)基本一致。但是从表2中可以看出，检测的方法不同，也有较大的差异。在石蜡制片中平均每花的能育率45.03%～55.61%，5朵花的平均能育率为51.08%，败育率为48.92%。孔雀绿-酸性品红测试中每花能育率56.80%～84.18%，5朵花的平均值为72.26%;败育率15.82%～43.20%，平均值为27.74%。但在石蜡制片(同一药室)和孔雀绿-酸性品红(同一视野)检测中可明显观察到有约1/3的花粉生殖核不伸长，始终保持在2等核或靠近花粉边缘的生殖核呈模糊的核区状态，不伸长，营养核具多个核仁而不聚集(图版Ⅱ:1～4)。按照李懋学(1982)结论，这类花粉不能萌发。但小孢子母细胞减数分裂观察得出的异常比例(34.28%)和成熟花粉的败育率(石蜡制片48.92%；孔雀绿-酸性品红27.74%)确实存在一定的差异，这些区别的产生与检测方法、制片技术以及取样都有一定的关系。张寿洲等(1997)认为小孢子母细胞减数分裂中出现的多态性倒位、染色体互锁、落后单价体、不均等分裂的4:6分离、异形配对以及各种原因形成的断片等都会影响配子的发育，但并不是100%的配子都败育，如双染色单价桥仅50%的配子败育。因此从理想数字看成熟花粉测定中其败育数应低于小孢子母细胞减数分裂的异常比例。我们认为小孢子或花粉败育原因及比值的增减，不仅受小孢子母细胞异常发育的制约，而且也受开花期的环境条件的制约。

从有性生殖过程中的障碍来讨探矮牡丹的濒危因素，从雄性生殖器官来看，能育花粉的数量应该是首先考虑的问题。按照最大的能育花粉(40.63 μm)，最小的不育花粉(28.13 μm)及最小能育率45.03%，花药的最小长度11.3 mm，每花最低雄蕊数90枚，切片厚度14 μm和每5个横切面上花粉的最小数82颗，进行粗略计算，结果能育花粉与胚珠之比(P/O)=3417(最低数)。并联系周世良等(待发表)对花粉活力的测定(36%～75%)以及花粉到达柱头的萌发量极多。因此我们认为，有足够量的能育花粉为每朵花的54.05颗胚珠提供受精的需要。但受精能否成功，从雄性器官来看，还要取决于花粉管生长的诸要素以及雌配子的发育，和雌雄配子体的有效结合。这些问题我们将在以后的文章中进行讨论。总之，矮牡丹虽然在小孢子母细胞减数分裂时有较多的异常(张寿洲等，1997)，单核小孢子发育过程中也出现较多的不正常状态，但通过测定表明能育花

粉的数量，并不是导致矮牡丹结实率低的主要因素，也不是矮牡丹致濒的主要因素。

致谢　陆玲娣教授帮助阅读俄文资料，张泰利高级实验师为墨线图复墨，谨此致谢。

参 考 文 献

母锡金，王伏雄，1985．芍药胚和胚乳(早期)发育的研究．植物学报，27:7～12

李懋学，1982．芍药花粉二型性和雄核在体内的发育．植物学报，24:17～20

张寿洲，潘开玉，张大明，洪德元，1997．矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察．植物学报，39(5):397～404

胡适宜，1982．被子植物胚胎学．北京:高等教育出版社．23，26

罗毅波，裴颜龙，潘开玉，洪德元，1998．矮牡丹传粉生物学的初步研究．植物分类学报，36(2):134～144

傅立国主编，1992．中国植物红皮书．(第一册)．北京:科学出版社．533

Alexander M P, 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. Stain Technology, 55(1):13～18

Bhandari N N, 1984. The microsporangium. In: Johri B M. Embryology of Angiosperms. New York: Springer-Verlag. 53～60

Cave M S, Arnot H J, Cook S A, 1961. Embryogeny in the California peonies with reference to their taxonomic position. Amer J Bot, 48: 397～404

Davis G L, 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: Wiley. 197～198

Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S, 1992. Comparative Embrylogy of Angiosperms. New York: Springer-Verlag. 1: 4～18, 325～326

Murgai P, 1959. The development of the embryo in *Paeonia*——A reinvestigation. Phytomorphology, 9: 275～277

Walters J L, 1962. Megasporogenesis and gametophyte selection in *Paeonia californica*. Amer J Bot, 49: 787～794

Yakovlev M S, Yoffe M D, 1957. On some peculiar features in the embryogeny of *Paeonia* L. Phytomorphology, 7: 74～82

Yakovlev M S, 1983. Comparative Embryology of Flowering Plants. Vol 2. Phytolaccaceae-Thymelaeaceae. Leningrad: Nauka(in Russian). 70～71

图版说明　Explanation of plates

图版Ⅰ　1～17．花药横切　1．4个小孢子囊；2．孢原细胞平周分裂成初生壁细胞和初生造孢细胞；3．次生周原层细胞和初生造孢细胞；4～5．花药表皮及3～5层药壁和造孢组织；6．花药表皮，药室内壁(1层)，2～3层中层，绒毡层细胞(1层)和小孢子母细胞；7～8．小孢子母细胞减数分裂Ⅰ,Ⅱ，示同时型；9～11．小孢子四分体，示四面体形及左右对称形；12．小孢子单核期；13．单核靠边期；14～15．2-细胞花粉；16．示成熟花粉，生殖核棒状伸长；17．示花粉散发时药室内壁结构。18～23．减数分裂时的异常现象　18．小孢子母细胞减数分裂Ⅰ，后期桥；19．小孢子母细胞减数分裂Ⅱ，后期桥；20～21．不等分裂；22～23．不等四分体。

1．×100；2,4～9,11．×400；3,10．×1000；12～15．×1200；16．×480；17．×200；18～21．×1000；22．×760；23．×600．

图版Ⅱ　1～15．小孢子及花粉败育　1～4．石蜡制片中败育的小孢子，生殖核模糊，营养核具多个核仁不聚集；5～13．孔雀绿-酸性品红检测小孢子发育的各时期的败育现象；14．同一花药不同药室，示发育不同步；15．单核小孢子时期药室中花粉全部败育，绒毡层特别发达。

1～4．×1200；5,7,9～11．×480；6．×122；8,12,13．×320；14．×82；15．×160．

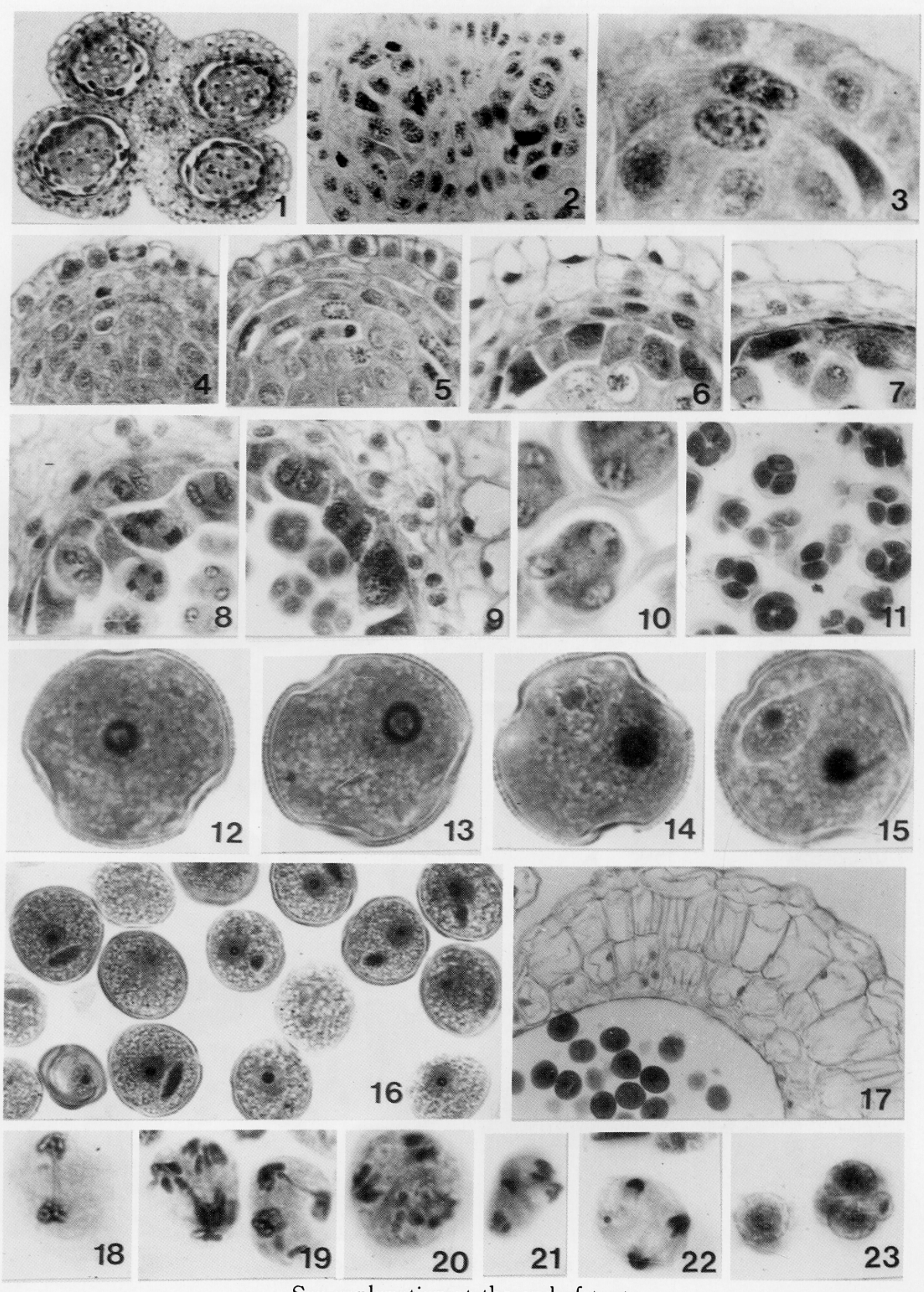
Plate Ⅰ　1～17. Cross section of anthers　1. Four microsporangia; 2. Periclinal division of archesporial cell into primary parietal cell and primary sporogenous cell; 3. Secondary parietal cell and primary sporogenous cell; 4～5. Epidermis of anthers, 3～5-layers of anther wall and sporogenous tissue; 6. Epidermis of anther,

endothecium(one layer), 2～3-layers of the middle layer, tapetum (one layer) and microspore mother cells; 7～8. Meiosis of microspore mother cells Ⅰ, Ⅱ, showing cytokinesis of the simultaneous type; 9～11. Tetrahedral and isobilateral microspore tetrads; 12. Uninucleate microspore; 13. uninucleate microspore at periphery; 14～15. 2-celled pollen; 16. A mature pollen grain, showing clavate generative nucleus; 17. Structure of anther endothecium when pollen grains shed. 18～23. Abnormal phenomena of meiosis in microspore mother cells; 18. Meiosis Ⅰ, anaphase bridge; 19. Meiosis Ⅱ, anaphase bridge; 20～21. Unequal division; 22～23. Unequal tetrads.

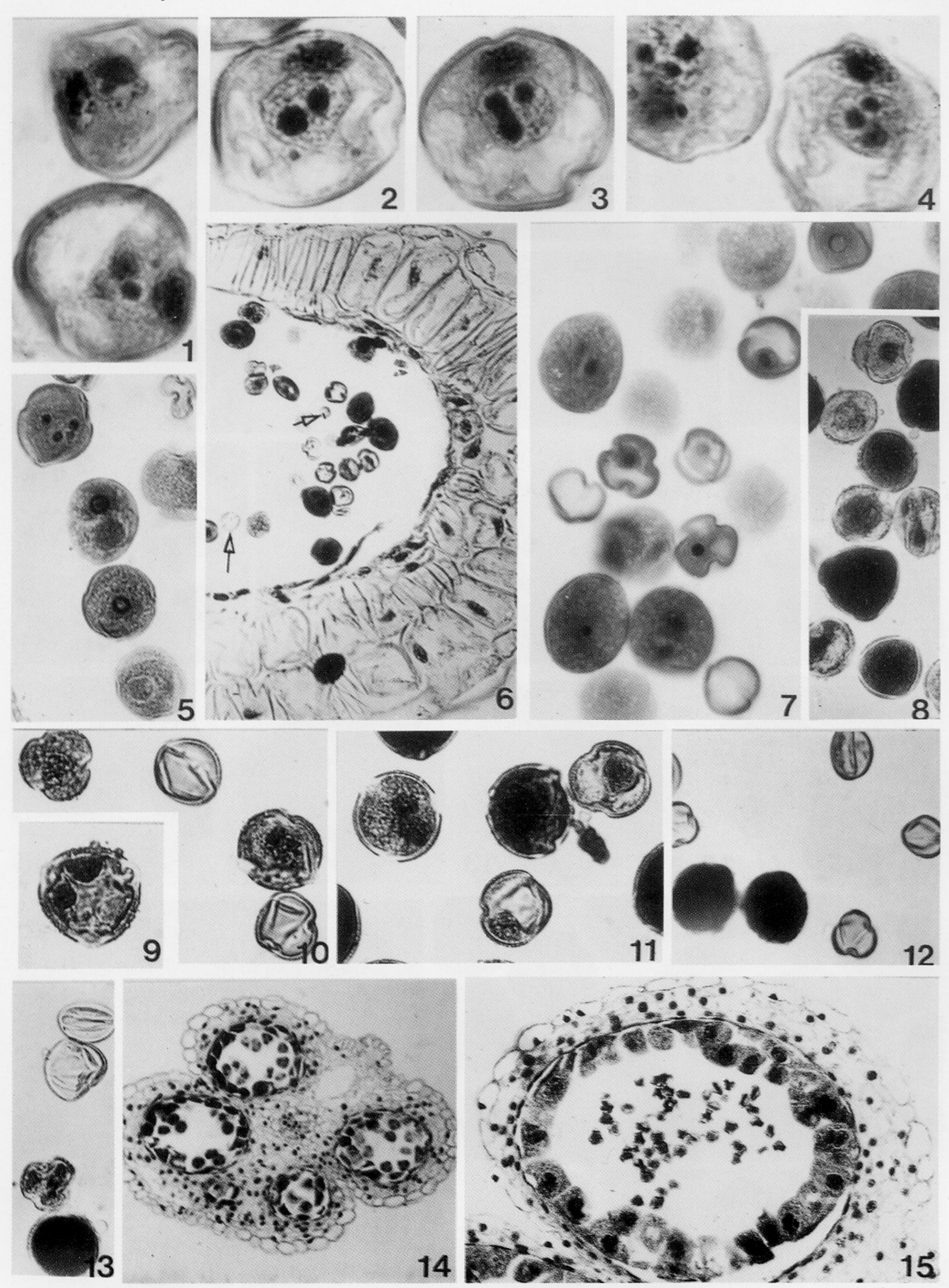
1. ×100; 2,4～9,11. ×400; 3,10. ×1000; 12～15. ×1200; 16. ×480; 17. ×200; 18～21. ×1000; 22. ×760; 23. ×600.

Plate Ⅱ 1～15. Microspores and degeneration of pollen grains 1～4. Degenerated microspores in paraffin preparations; generative nucleus obscure in outline; vegetative necleus with multiple nucleoli not gathered. 5～13. Degeneration at various stages of development of pollen grains observed in Malachite green-Acid fuchsin preparations. 14. Different anther cells in an anther, showing asynchronous development. 15. Uninucleate stage of microspores, showing degeneration of all pollen grains and intact tapetum.

1～5. ×1200; 5,7,9～11. ×480; 6. ×122; 8,12,13. ×320; 14. ×82; 15. ×160.



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text